

Особенности накопления тяжелых металлов в естественных условиях двумя однолетними галофитами семейства Amaranthaceae с различными механизмами соленакопления

Е. В. ШУЙСКАЯ¹, Р. Ф. ХАСАНОВА^{2, 3}, З. Ф. РАХМАНҚУЛОВА¹, М. Ю. ПРОКОФЬЕВА¹,
Л. Т. САИДОВА¹, Я. Т. СҮОНДҮКӨВ³

¹Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН
127276, Москва, ул. Ботаническая, 35
E-mail: maria.vdovitchenko@gmail.ru

²Опытная станция “Уфимская” – ОСП ФГБУ Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук 450535, Республика Башкортостан, Уфимский район, с. Чернолесовский, ул. Тополина, 1

³Сибайский институт (филиал) ФГБОУ ВО
“Уфимский университет науки и технологий”
453830, Республика Башкортостан, Сибай, ул. Белова, 21

Статья поступила 02.02.2024

После доработки 10.02.2024

Принята к печати 28.02.2024

АННОТАЦИЯ

Изучены особенности аккумуляции тяжелых металлов (Cu, Zn, Fe, Ni, Mn, Cd, Co, Pb) на примере однолетних галофитов *Atriplex tatarica* и *Sedobassia sedoides*, произрастающих в естественных условиях на загрязненных почвах (превышение ПДК по Zn, Cd, Ni, Cu). Способность аккумулировать тяжелые металлы из почвы, оцениваемая как отношение концентрации металла в корне к концентрации металла в почве (BF), у обоих видов оказалась высокой и схожей, за исключением никеля и кадмия. Высокие значения BF и коэффициента транслокации никеля (способность транслокации металла из корня в побег), а также положительная зависимость степени транслокации от скорости биоаккумуляции никеля у *A. tatarica* позволяют рассматривать данный вид как перспективный для фитостабилизации почвы. У вида *S. sedoides* оказалась выше эффективность накопления и транслокации кадмия, а также устойчивость к высоким/токсическим концентрациям кадмия в побегах, что делает данный вид перспективным для фитоэкстракции кадмия из почвы. Оба вида растений проявили способность накапливать медь, марганец и железо в токсических концентрациях.

Ключевые слова: *Atriplex tatarica*, *Sedobassia sedoides*, галофиты, тяжелые металлы, загрязненные почвы, никель, кадмий.

ВВЕДЕНИЕ

© Шуйская Е. В., Хасанова Р. Ф., Рахманкулова З. Ф., П.

ловека является серьезной проблемой во всем мире. К тяжелым металлам относятся такие элементы, как кадмий, кобальт, медь, маргасофьева М. Ю., Сайдова Л. Т., Суюндуков Я. Т., 2024

нец, никель, свинец и др., которые, как правило, токсичны даже в небольших концентрациях для живых существ [Ghori et al., 2019]. Для восстановления участков, загрязненных тяжелыми металлами, используются традиционные методы: а) физические (промывка и извлечение почвы, стабилизация тяжелых металлов в почве), б) химические (технология остекловывания, химическое выщелачивание или фиксация и электрохимическая очистка), в) биологические (восстановление с использованием бактерий и грибов) и фиторемедиация (рекультивация почвы, загрязненной токсичными металлами, с использованием растений-аккумуляторов и гипераккумуляторов) [Caparrós et al., 2022]. Считается, что наиболее перспективным, экономичным, устойчивым, эффективным и легко контролируемым методом рекультивации почвы является фиторемедиация [Sousa et al., 2008; Kachout et al., 2011].

В последнее время привлекают все большее внимание растения, которые способны накапливать металлы. Содержание металлов в органах растений может значительно превышать их содержание в окружающей среде. Повышение содержания металлов в растениях выше оптимального уровня может приводить к их многократному токсическому воздействию на различные физиологические процессы, такие как морфогенез растений, фотосинтез, дыхание, поглощение и транспорт питательных веществ, что в итоге ведет к снижению их продуктивности [Seregin, Ivanov, 2001; Seregin, Kozhevnikova, 2006; Caparrós et al., 2022]. Изучение механизмов, определяющих избирательное накопление металлов в растениях из двух контрастирующих групп: гипераккумуляторов, способных накапливать чрезвычайно высокие количества металлов в надземных органах, и “неаккумуляторов” (исключателей), запасающих металлы главным образом в корневой системе, является актуальной задачей [Brooks et al., 1977; Seregin, Kozhevnikova, 2006; Baker et al., 2010; van der Ent et al., 2020]. В настоящее время пороговые значения концентрации металлов в листьях (мкг/г сухой массы) для растений-гипераккумуляторов, произрастающих в естественных условиях, составляют: кадмий (Cd) > 100, таллий (Tl) > 100, селен (Se) > 100, кобальт

(Co) > 300, медь (Cu) > 300, хром (Cr) > 300, никель (Ni) > 1000, мышьяк (As) > 1000, свинец (Pb) > 1000, редкоземельные элементы > 1000, цинк (Zn) > 3000, марганец (Mn) > 10000 [Baker, Brooks, 1989; van der Ent et al., 2013; Reeves et al., 2018]. Аккумуляторы часто толерантны к одному или нескольким металлам, что определяется высокой эффективностью механизмов детоксикации [Seregin, Kozhevnikova, 2006]. Предполагается, что устойчивость и контроль над аккумуляцией [Macnair et al., 1999; Bert et al., 2003], а также гены, определяющие способность к накоплению и устойчивости, не являются видоспецифичными, а скорее, по-разному экспрессируются в гипераккумуляторах и исключателях [Seregin, Kozhevnikova, 2006]. Аккумуляция металлов потенциально может контролироваться на четырех уровнях: 1) на уровне поглощения металла из почвы корневой системой (коэффициент биоаккумуляции BF); 2) на уровне радиального транспорта металла в корне; 3) на уровне транслокации металла от корня к побегу (коэффициент транслокации TF) и 4) на уровне транспорта, накопления и связывания металлов в побегах в нетоксичной форме [Seregin, Kozhevnikova, 2006; Corso, de la Torre, 2020]. Предлагается классификация, основанная на значениях коэффициентов BF и TF , согласно которой, если BF и TF выше единицы, этот вид можно использовать для фитоэкстракции, если BF и TF ниже единицы – для фитостабилизации [Mendez, Mäger, 2008]. Известно, что металлы поступают в цитоплазму клеток корней в ионной форме или в виде комплексов с фитосидерофарами или никотианами, а также при перемещении через плазматическую мембрану их ионы могут конкурировать за один и тот же переносчик. В результате скорость поглощения металлов в значительной степени зависит от концентрации конкурирующих ионов [Seregin, Kozhevnikova, 2006].

Известно, что галофиты распространены по всему миру на прибрежных солончаках, дюнах, мокрых солончаках, во внутренних пустынях и лучше приспособлены к накоплению тяжелых металлов по сравнению с гликофитами [Anjum et al., 2011; Manousaki, Kalogerakis, 2011]. Благодаря своей способности выживать в экстремальных условиях галофиты дают лучшие результаты по фиторемедиации.

медиации, чем солечувствительные виды [Manousaki, Kalogerakis, 2011]. Они могут поглощать большое количество тяжелых металлов, что приводит к созданию более устойчивой экологической среды [Santos et al., 2015, 2017; Christofilopoulos et al., 2016]. В фиторемедиации галофиты могут использоваться для: а) фитоэкстракции, которая основана на поглощении ионов тяжелых металлов и их перемещении в надземные части для накопления, откуда их можно экстрагировать; б) фитостабилизации, в результате которой происходит иммобилизация тяжелых металлов в корневой системе или осаждение в ризосфере; в) фитодеградации, при которой возможно разложение тяжелых металлов до нерастворимых или нетоксичных соединений [Caparrós et al., 2022]. Установлено, что засоление оказывает положительное влияние на подвижность металлов в растениях главным образом за счет образования анионов тяжелых металлов и солей, сложных анионов, а также антагонизма между ионами тяжелых металлов и катионами солей [Hatje et al., 2003; Acosta et al., 2011; Lutts, Lefevre, 2015]. Следовательно, можно предположить, что галофиты с более высокой степенью солеустойчивости являются более эффективными в фиторемедиации, однако результаты исследований не всегда подтверждают это предположение [Reboreda, Caçador, 2007]. За последние несколько десятилетий были проведены многочисленные систематические исследования молекулярных механизмов галофитов, участвующих в детоксикации тяжелых металлов. Способность к фиторемедиации тяжелых металлов значительно различается у галофитов из различных семейств и родов [Caparrós et al., 2022]. Так, среди представителей сем. Amaranthaceae выделяют несколько родов с высокой способностью к фиторемедиации тяжелых металлов, среди которых выделяют роды *Atriplex*, *Salicornia*, *Salsola*, *Sarcocornia* и *Suaeda* [Kachout et al., 2011; Caparrós et al., 2022]. Показано, что накопление металлов растениями рода *Atriplex* различалось в зависимости от вида, органа, ткани и уровня загрязнения почвы. Наши предварительные исследования выявили способность растений *A. tatarica*, произрастающих на загрязненных почвах, накапливать тяжелые металлы в токсических концентрациях [Хасанова и др., 2016]. Металлы, нако-

пленные видами *A. hortensis* var. *purpurea*, *A. hortensis* var. *rubra* и *A. rosea*, в основном распределялись в тканях корня, что позволило предположить наличие стратегии исключения, делающей их перспективными для фитостабилизации [Kachout et al., 2011; Vromman et al., 2016].

Ранее было показано, что разные виды галофитов отличаются по способности и динамике аккумуляции соли в надземной части растений [Flowers, Colmer, 2008]. *A. tatarica* относится к факультативным галофитам, но при этом характеризуется зависимым от содержания натрия в почве соленакоплением [Rakhmankulova et al., 2015]. Встречающийся в тех же местообитаниях однолетний вид *S. sedoides* является более солеустойчивым видом, чем *A. tatarica*, но имеет специфические механизмы, обеспечивающие независимое от почвенного засоления накопление соли в растениях [Rakhmankulova et al., 2015].

Цель данной работы – изучение способности двух однолетних галофитов сем. Amaranthaceae (*A. tatarica* и *S. sedoides*) аккумулировать тяжелые металлы и влияния степени солеустойчивости и механизма соленакопления на фиторемедиационный потенциал растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Однолетние галофиты сем. Amaranthaceae *Atriplex tatarica* L. (*A. lacinata* L., *A. sinuata* Hoffmn, *A. veneta* Wild., лебеда татарская) и *Sedobassia sedoides* (Pall.) Freitag & G. Kaderreit (*Bassia sedoides* (Pall.) Aschers., *Echinopsilon sedoides*, бассия очитковидная) [Шуйская и др., 2014] изучены в естественных условиях на территории Зауралья Республики Башкортостан. Были выбраны участки: № 1–4, расположенные вдали от загрязняющих предприятий, № 5 – на территории Бурибайского ГОК, № 6 – на территории месторождения ОАО “Башмедь”, № 7 – на территории Сибайского карьера, г. Сибай (рис. 1).

Образцы почвы отбирали с пробных площадок размером 0,5 м² методом конверта из 10 см слоя почвы в трех повторностях согласно общепринятой методике проведения почвенного мониторинга. Образцы растительного материала отбирали в фазе плодоношения с последующей отмыкой корней в проточной воде, после чего растения высушивали

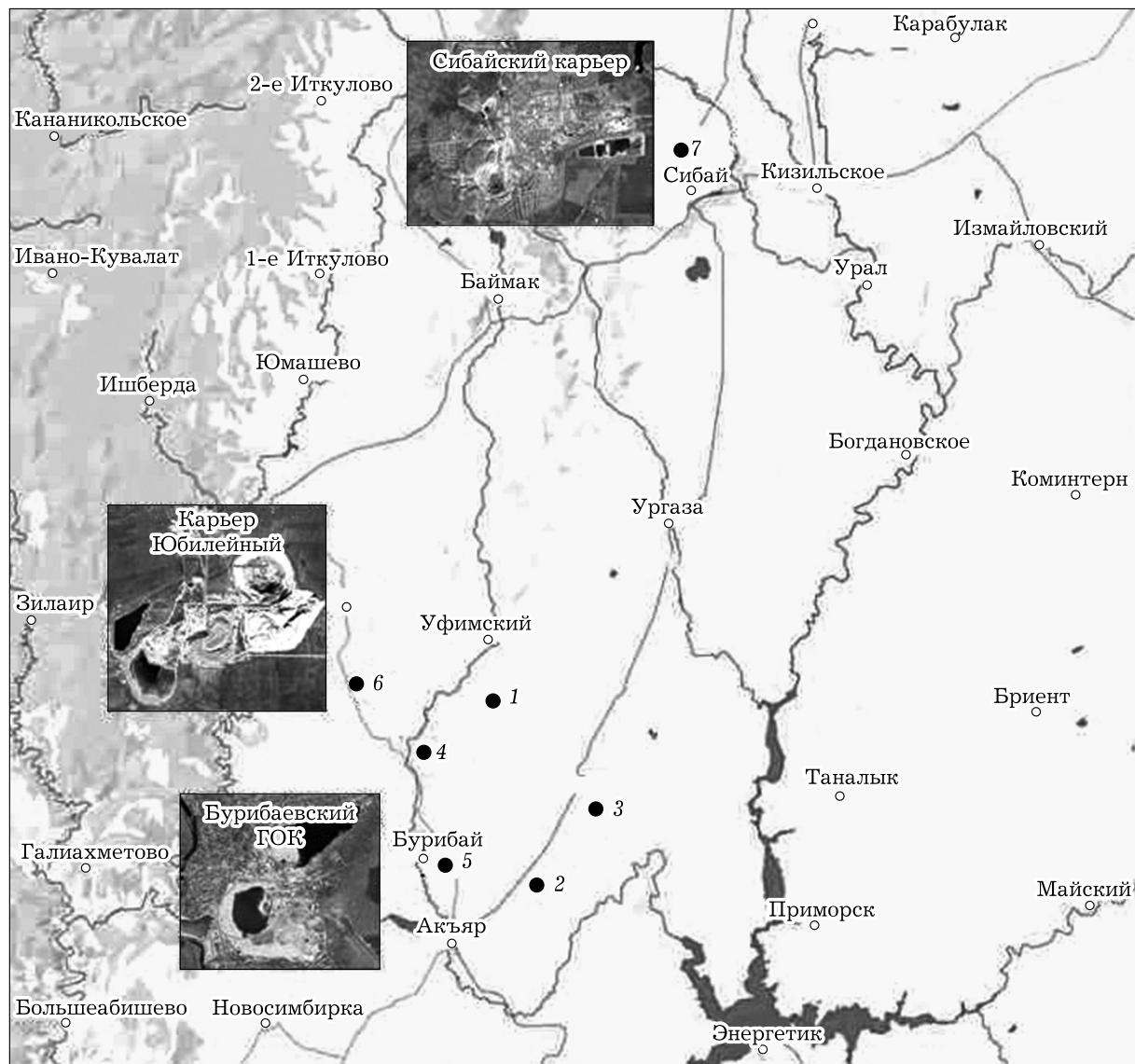


Рис. 1. Карта расположения участков. 1 – около д. Валитова (Хайбуллинский р-н); 2 – около д. Макан (Хайбуллинский р-н); 3 – около с. Подольское (Хайбуллинский р-н); 4 – около д. Бурибай (Хайбуллинский р-н); 5 – на территории Бурибайского ГОК (Хайбуллинский р-н); 6 – на территории месторождения Юбилейное ОАО “Башмедь” (Хайбуллинский р-н); 7 – на территории Сибайского карьера

до воздушно-сухого состояния и разделяли на цветки, листья, стебли и корни. Растительное сырье высушивали и растирали до частиц размером 0,1 мм и использовали для определения концентрации тяжелых металлов и ионов натрия и калия.

Содержание ионов натрия и калия в почве и растительных тканях определяли в водной вытяжке из почвы и сухого растертого растительного материала на пламенном фотометре ФПА-2-01 (АО “Загорский оптико-механиче-

ский завод”, Россия) и выражали в ммоль/г сухой массы.

Содержание ТМ определяли атомно-абсорбционным методом на аппарате Contr AA 300. Подвижные формы ТМ извлекали ацетатно-аммонийным буфером (рН 4,8). Для экотоксикологической оценки почв определяли предельно допустимые концентрации (ПДК) ТМ для валовых и подвижных форм и значения регионального фона (РГФ) [Гигиенические нормативы, 2006; Таипова, Семенова, 2012].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Содержание натрия и калия в почве и растениях

Содержание натрия в почве значительно колебалось на разных участках от 7 мг/кг (№ 7) до 257 мг/кг (№ 4) (рис. 2, а). Содержание калия варьировало от 11 мг/кг (№ 6) до 301 мг/кг (№ 5). При этом на четырех участках содержание натрия в 2–17 раз превышало содержание калия (см. рис. 2, а), что свидетельствует о значительном уровне засоления почвы. На участках № 5 и 7 содержание калия в 4,5–10 раз превышало содержание натрия. В среднем, растения *S. sedoides* накапливали больше натрия ($41,5 \pm 3,0$ мг/г сухой массы), чем *A. tatarica* ($35,4 \pm 3,1$ мг/г сухой массы) (рис. 2, б), и зависимость аккумуляции натрия растениями от содержания натрия в почве у *A. tatarica* была больше ($r = 0,67$), чем у *S. sedoides* ($r = 0,49$). При слабом засолении (менее 100 мг/кг почвы) растения *S. sedoides* аккумулировали больше калия, чем растения *A. tatarica*, тогда как при сильном засолении

происходило наоборот (рис. 2, в). При этом у *S. sedoides* накопление калия зависело от содержания калия в почве ($r = 0,93$), а у *A. tatarica* наблюдалось постепенное снижение накопления калия с увеличением засоления почвы (за исключением участка № 7 с наименьшим засолением). Отношение K^+/Na^+ у *A. tatarica* в среднем было выше, чем у *S. sedoides*, но у растений обоих видов оно было максимальным на участке № 5 при слабом засолении (66,3 мг Na^+ /кг почвы) и максимальном содержании калия в почве (рис. 2, г)

Содержание тяжелых металлов в почве

Концентрация меди в почве исследуемых участков не превышала 16 мг/кг (валовая форма) и 3,7 мг/кг (подвижная форма) (рис. 3, а). Содержание железа значительно превышало РГФ на участках № 5 и 7 (рис. 3, б). Валовое содержание железа составило 7500–8900 мг/кг почвы, тогда как со-

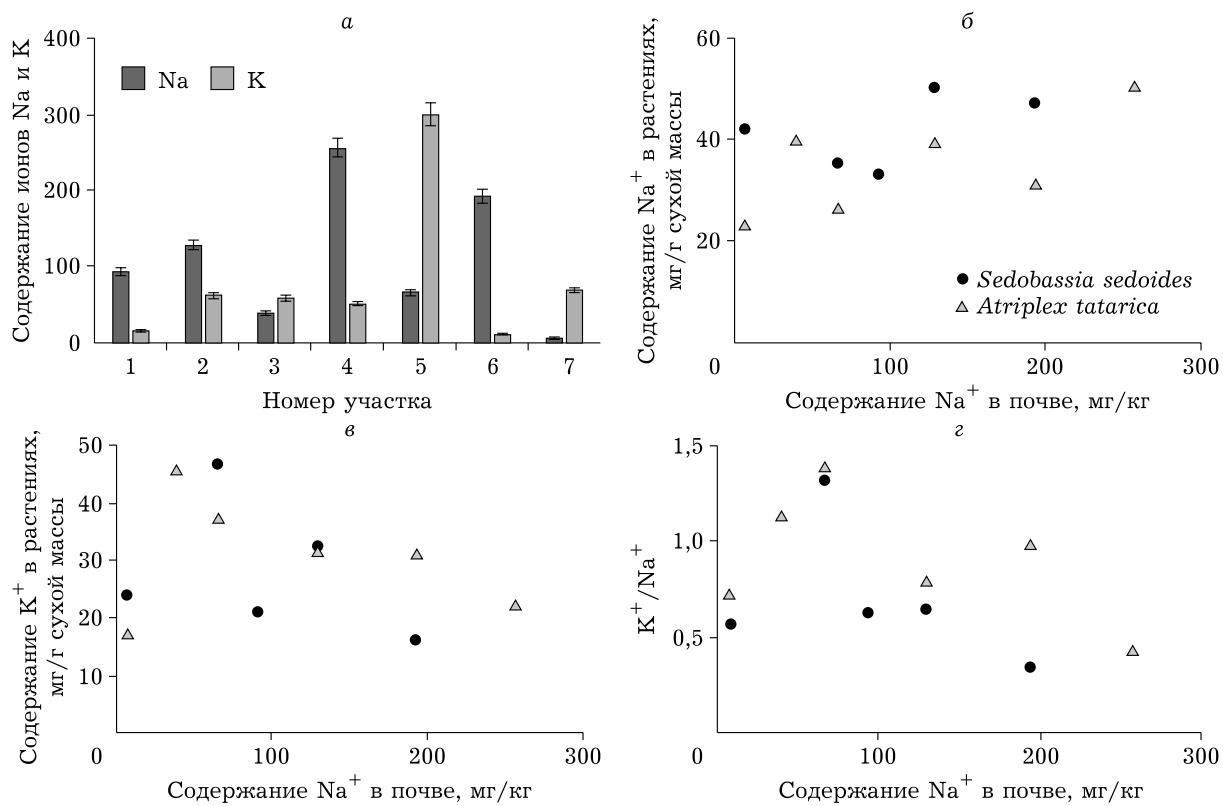


Рис. 2. Содержание ионов натрия и калия в почве и растениях *Sedobassia sedoides* и *Atriplex tatarica* с разных участков. Участки № 1–4 расположены вдали от загрязняющих предприятий; № 5 – на территории Бурибайского ГОК; № 6 – на территории месторождения ОАО “Башмедь”; № 7 – на территории Сибайского карьера

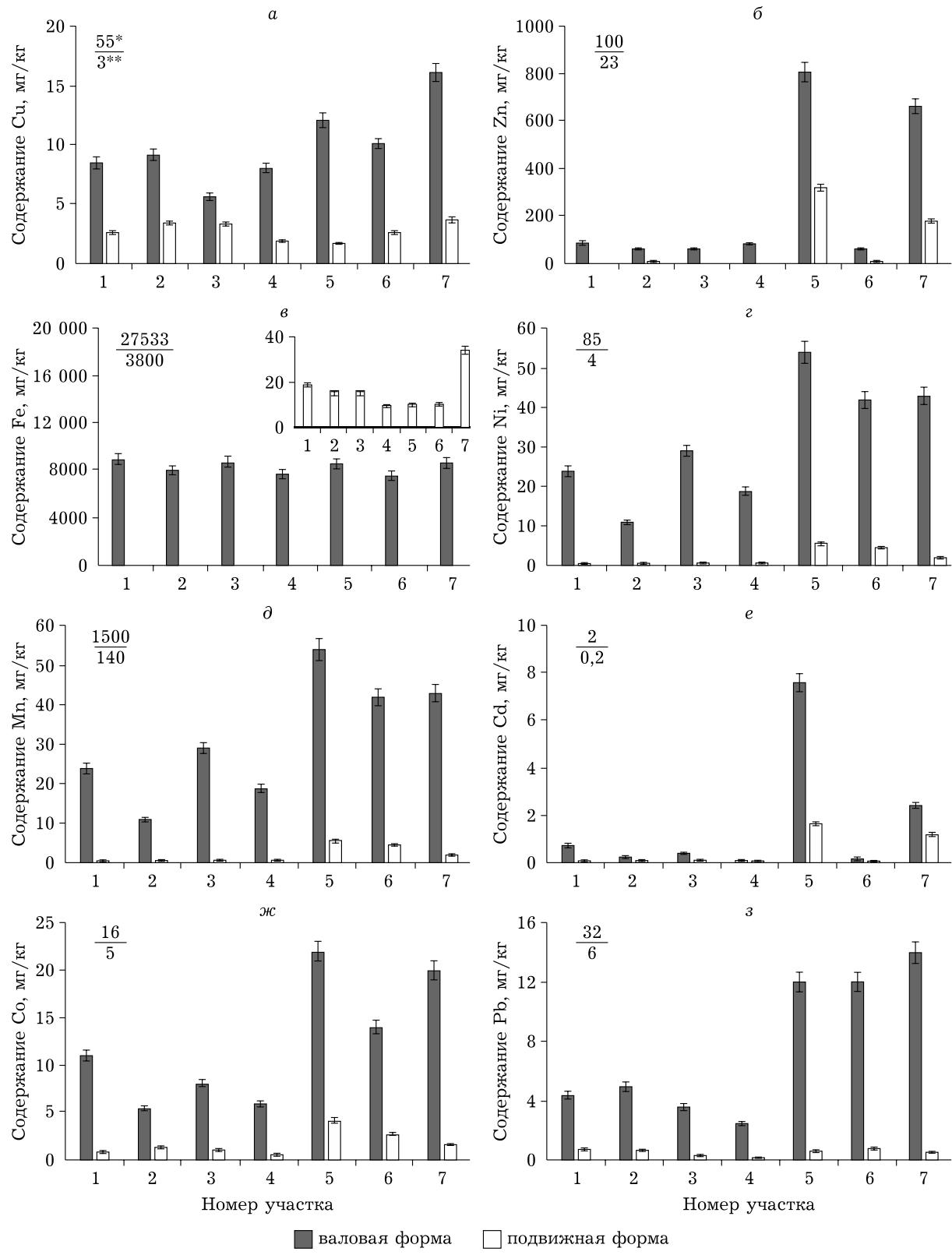


Рис. 3. Содержание тяжелых металлов в почве (валовая и подвижная формы). *ПДК для валовой формы, **ПДК для подвижной формы. Для Fe и Cd приведены значения РГФ [Опекунова и др., 2017]. Участки № 1–4 расположены вдали от загрязняющих предприятий, № 5 – на территории Бурибайского ГОК, № 6 – на территории месторождения ОАО “Башмедь”, № 7 – на территории Сибайского карьера

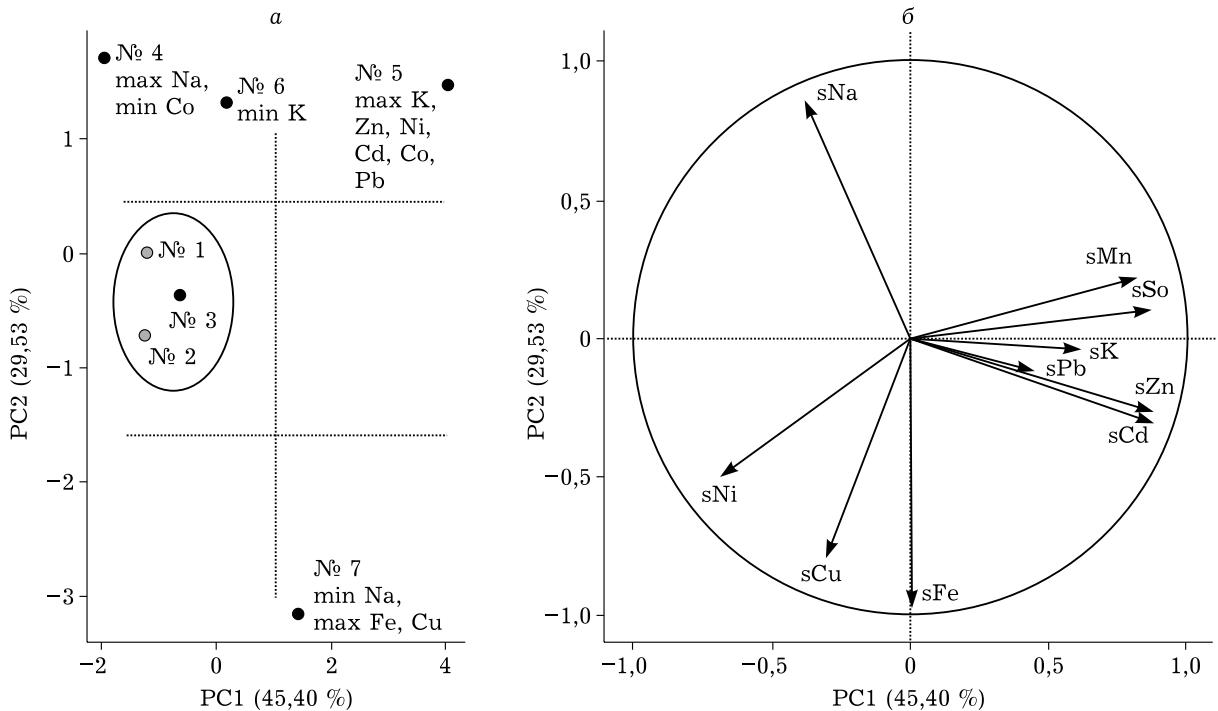


Рис. 4. Многофакторный анализ методом главных компонент (PCA) содержания тяжелых металлов (подвижная форма) и ионов натрия и калия в почвах изученных участков (а) и их корреляции (б). Участки № 1–4 расположены вдали от загрязняющих предприятий, № 5 – на территории Бурибайского ГОК, № 6 – на территории месторождения ОАО “Башмедь”, № 7 – на территории Сибайского карьера

держание подвижной формы не превышало 34 мг/кг (№ 7) (рис. 3, в). Валовое содержание никеля и марганца на участках № 5, 6 и 7 было в 2–8 раз выше, чем на других участках (рис. 3, г, д). Содержание подвижной формы никеля на участках № 5, 6 и 7 также было выше, чем на остальных участках, тогда как содержание подвижной формы марганца везде было примерно одинаковым. Содержание валовой и подвижной форм кадмия превышало РГФ на участке № 5 в 3,8 и 8 раз соответственно, а на участке № 7 – в 1,2 и 6 раз соответственно (рис. 3, е). Наибольшее содержание кобальта и свинца также наблюдалось на участках № 5, 6 и 7 (рис. 3, ж, з), но не превышало ПДК.

Для оценки различий участков по содержанию подвижной формы тяжелых металлов, натрия и калия в почве был проведен многофакторный анализ методом главных компонент (PCA) (рис. 4, а, табл. 1). Основными факторами, действующими на первую главную компоненту (PC1, разделяет участки по вертикали), оказались уровни содержания Zn, Cd и Co в почве, а на вторую компонен-

ту (PC2, разделяет участки по горизонтали) – уровни содержания Fe, Na и Cu. Наиболее сильно выделялся участок № 7 с минималь-

Таблица 1
Факторные нагрузки физиологических параметров на главные компоненты (PC1 и PC2) многофакторного анализа (PCA) содержания тяжелых металлов (подвижная форма) и ионов натрия и калия в почвах изученных участков

Элемент	PC1	PC2
sNa	-0,180	0,511
sK	0,294	-0,022
sCu	-0,147	-0,491
sFe	0,005	-0,559
sNi	-0,351	-0,321
sMn	0,391	0,128
sCd	0,420	-0,179
sCo	0,410	0,065
sPb	0,218	-0,069
sZn	0,438	-0,159

ным содержание Na, максимальным содержанием Fe и Cu и значительным содержанием Zn и Cd в почве (см. рис. 4, а). Участок № 5 отличался максимальным содержанием калия, а также Zn, Ni, Cd, Co и Pb. Участок № 4 характеризовался максимальным содержанием Na и минимальным – Со. Участки № 1, 2 и 3 образовали группу с низким/средним содержанием тяжелых металлов.

В целом, наблюдалась отрицательная корреляция содержания тяжелых металлов с уровнем засоления почвы (содержанием Na^+) (рис. 4, б), особенно в отношении содержания Fe. При этом выявлена положительная корреляция между содержанием Cd и Zn, Mn и Co, Fe и Cu (см. рис. 4, б).

Содержание тяжелых металлов в растениях

Растения *A. tatarica* и *S. sedoides* аккумулировали схожее количество меди (13–32 мг/кг и 11–41 мг/кг соответственно). При этом наибольшее количество меди растения *S. sedoides* накапливали на участке № 2, растения *A. tatarica* – на участке № 3, а наименьшее количество меди оба вида содержали на участке № 7, характеризующемся максимальным содержанием меди в почве (рис. 4, а, 5, а, б). Фактор транслокации (TF), определяющий соотношение содержания металла в побеге и в корнях, у растений *S. sedoides* колебался в диапазоне 0,8–1,3, а у *A. tatarica* – в диапазоне 0,6–1,4.

Содержание цинка в растениях *S. sedoides* составило 67–930 мг/кг, а в растениях *A. tatarica* – 39–945 мг/кг, с максимальными значениями на участке № 5 (рис. 5, в, г). При этом на всех участках содержание Zn в побегах превышало таковое в корнях TF у *S. sedoides* – 1,6–2,8, у *A. tatarica* – 1,4–5,2.

Содержание железа в растениях *S. sedoides* на разных участках колебалось от 1090 мг/кг (№ 2) до 3112 мг/кг (№ 5), а у *A. tatarica* – от 753 мг/кг (№ 6) до 2526 мг/кг (№ 7) (рис. 5, д, е). Фактор транслокации у *S. sedoides* был выше (0,8–4,8), чем у *A. tatarica* (0,4–3,6).

Растения *A. tatarica* почти на всех участках накапливали больше никеля, чем растения *S. sedoides* (2,2–14,8 и 2,5–7,2 мг/кг соответственно). При этом фактор транслокации

у *S. sedoides* колебался сильнее – от 0,2 до 4,4, тогда как у *A. tatarica* он составлял 0,7–3,3 (рис. 5, ж, з).

Содержание марганца в растениях *S. sedoides* в среднем было меньше, чем у *A. tatarica* (251–432 и 209–601 мг/кг соответственно). Фактор транслокации у растений обоих видов на всех участках, кроме № 7, для *A. tatarica* был выше единицы.

Растения *S. sedoides* аккумулировали больше кадмия, чем *A. tatarica*, почти на всех участках. Наибольшее количество Cd растения *S. sedoides* накапливали на участке № 6 (23 мг/кг). У обоих видов фактор транслокации был выше единицы, и у *S. sedoides* он достигал 6,9 на участке № 6 (рис. 5, и, к).

Кобальт оба вида растений накапливали примерно одинаково – от 7 до 15 мг/кг. Фактор транслокации колебался от 0,8 до 1,3 у *S. sedoides* и от 0,8 до 1,6 у *A. tatarica* (рис. 5, л, м).

Содержание свинца было наибольшим в растениях *S. sedoides* на участках № 1 и 6 (4,2 и 6,6 мг/кг соответственно) (рис. 5, н, о). Фактор транслокации у каждого вида был выше единицы на всех участках, кроме участков № 6 для *S. sedoides* и № 5 для *A. tatarica*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Многие галофиты подсем. Chenopodiaceae (сем. Amaranthaceae) являются соленакопителями, у которых аккумуляция ионов Na или K, при недостатке натрия в почве, играет важную роль в поддержании градиента водного потенциала в растительных тканях [Balnokin, 2012]. Разные виды галофитов отличаются по способности и динамике аккумуляции соли в надземной части растений [Flowers, Colmer, 2008]. Полученные нами данные по накоплению Na^+ и K^+ растениями *A. tatarica* и *S. sedoides* подтверждают различия в механизмах соленакопления [Rakhmankulova et al., 2015], хотя уровень содержания Na^+ в побегах *S. sedoides* превышал этот показатель в побегах *A. tatarica* (см. рис. 2). В то же время наибольшее отношение K^+/Na^+ наблюдалось у обоих видов только на участке № 5 со слабым засолением и наибольшим содержанием калия в почве (см. рис. 2). Интересно, что наиболее загрязненными тяжелыми металлами оказались участки именно со слабым засолением.

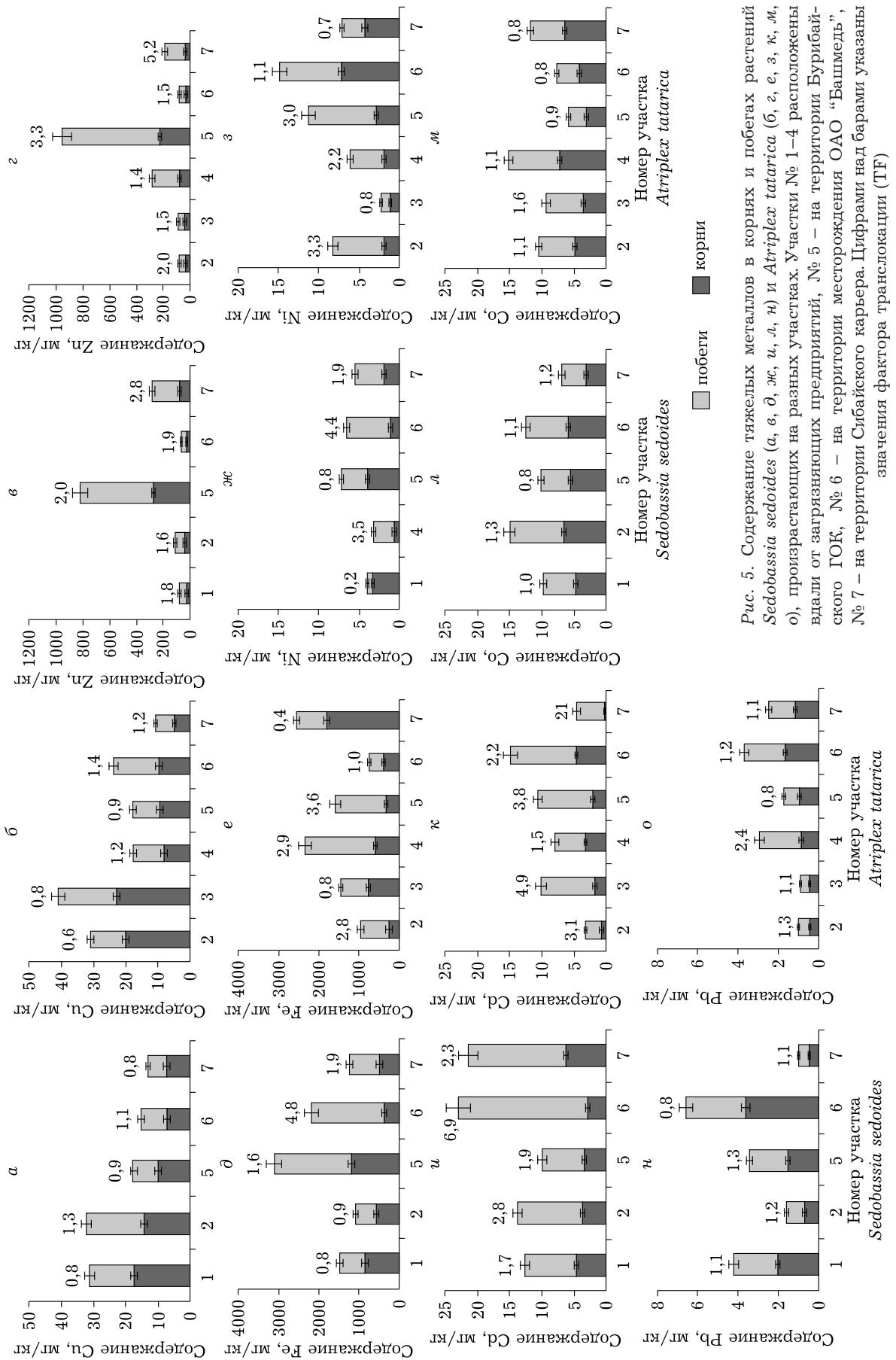


Рис. 5. Содержание тяжелых металлов в корнях и побегах растений *Sedobassia sedoides* (а, в, д, ж, и, л, н) и *Atriplex tatarica* (б, г, е, з, к, м, о), произрастающих на разных участках. Участки № 1–4 расположены вдали от загрязненных предприятий, № 5 – на территории Бурибайского ГОК, № 6 – на территории месторождения ОАО “Вашмель”, № 7 – на территории Сибайского карьера. Цифрами над барами указаны значения фактора транслокации (TF)

бым засолением: № 5 (Zn, Cd, Ni) и № 7 (Cu, Zn, Cd), и наблюдалась отрицательная корреляция содержания тяжелых металлов с содержанием Na^+ (см. рис. 4, б), при этом содержание Zn и Cd на обоих участках превышало ПДК как по валовой, так и по подвижной форме (см. рис. 3).

Изученные нами виды растений произрастали на почвах с разной степенью загрязнения (с превышением ПДК на некоторых участках) цинком, кадмием, никелем и медью. Однако содержание подвижных форм железа, марганца, кобальта и свинца в почвах было невысоким (см. рис. 3).

Способность аккумулировать тяжелые металлы из почвы (BF) [Sousa et al., 2008; Kachout et al., 2011] у обоих видов оказалась высокой и схожей, за исключением аккумуляции никеля (табл. 2). BF меди, железа и марганца были выше 1 на всех участках у обоих видов растений (см. табл. 2). Способность накапливать цинк, кадмий и кобальт у *A. tatarica*, а также цинк и свинец у *S. sedoides* снижалась на самых загрязненных участках (№ 5 и 7). Известно, что поглощение металлов клетками опосредуется разными переносчиками, такими как IRT1 (iron-regulated trans-

porter), обладающим широкой субстратной специфичностью и участвующим в транспорте дикатионов Fe, Zn, Ni, Co, Mn и Cd в цитоплазму, а также более специализированными переносчиками IRT3 (Zn, Fe), ZIP4 (zinc-regulated, iron-regulated transporter) (Zn, Cu, Cd), ZIP5/9 (Zn, Cd, Mn), ZIP6 (Zn), ZIP10/11 (Zn) и COPT1 (COPper Transporter) (Cu) [Seregin, Kozhevnikova, 2021]. При перемещении через плазматическую мембрану ионы разных металлов могут конкурировать за один и тот же переносчик, в результате чего скорость поглощения металлов в значительной степени будет зависеть от концентрации конкурирующих ионов [Seregin, Kozhevnikova, 2021].

Аккумуляция никеля растениями *S. sedoides* только на участке № 1 была высокой ($\text{BF} > 1$), тогда как у *A. tatarica* $\text{BF} > 1$ на всех участках (см. табл. 2). При этом содержание никеля в почве (в подвижной форме) на участках № 5 и 6 превышало ПДК (см. рис. 3). В целом, растения *A. tatarica* накапливали больше никеля в тканях по сравнению с *S. sedoides*, особенно на участках с высоким уровнем загрязнения (см. рис. 5). При этом концентрации Ni в корнях были ниже, чем в побегах (TF 0,8–3,3), что свидетель-

Таблица 2

Отношение содержания металла в корнях к содержанию металла (подвижная форма) в почве (фактор биоаккумуляции, BF) у *Sedobassia sedoides* и *Atriplex tatarica* на разных участках

Номер участка	Cu	Zn	Fe	Ni	Mn	Cd	Co	Pb
<i>Sedobassia sedoides</i>								
1	>1	>1	>1	>1	>1	>1	>1	>1
2	>1	>1	>1	<1	>1	>1	>1	>1
5	>1	<1	>1	<1	>1	>1	>1	>1
6	>1	>1	>1	<1	>1	>1	>1	>1
7	>1	<1	>1	<1	>1	>1	>1	<1
<i>Atriplex tatarica</i>								
2	>1	>1	>1	>1	>1	>1	>1	>1
3	>1	>1	>1	>1	>1	>1	>1	>1
4	>1	>1	>1	>1	>1	>1	>1	>1
5	>1	>1	>1	>1	>1	>1	<1	>1
6	>1	>1	>1	>1	>1	>1	>1	>1
7	>1	<1	>1	>1	>1	<1	>1	>1

П р и м е ч а н и е. Участки № 1–4 расположены вдали от загрязняющих предприятий, № 5 – на территории Бурыйбайского ГОК, № 6 – на территории месторождения ОАО “Башмедь”, № 7 – на территории Сибайского карьера.

ствует о высокой подвижности Ni из корней в побеги. В то же время на трех других видах – *A. hortensis* var. *purpurea*, *A. hortensis* var. *rubra* и *A. rosea*, наоборот, показана низкая транслокация Ni, которую авторы связывают с токсичностью больших концентраций Ni и предполагают, что данные виды *Atriplex* могут использоваться для фиторемедиации только при низких уровнях Ni [Kachout et al., 2011]. Анализ множественной корреляции подтвердил различия в механизмах накопления никеля у изученных видов – у *A. tatarica* показал положительную зависимость фактора транслокации Ni от BF, а у *S. sedoides* – отрицательную (рис. 6). Высокие значения BF и TF, а также положительная зависимость степени транслокации от скорости биоаккумуляции никеля у *A. tatarica* позволяют рассматривать данный вид как перспективный для фитостабилизации почвы при разных уровнях Ni. У вида *S. sedoides* низкие значения BF(Ni) (см. табл. 2) свидетельствуют об ограничении поглощения Ni растениями из загрязненных почв и, возможно, о наличии механизмов исключения для данного металла [Baker, Brooks, 1989].

Оба изученных вида способны накапливать в токсических концентрациях медь (>20 мг/кг [Алексеев, 1987]), марганец (>300–500 мг/кг [Ильин, Сысо, 2001]) и железо (>750 мг/кг

сухой массы [Ильин, 1991]). TF марганца у обоих видов был больше единицы, но так как BF(Mn) у *A. tatarica* выше, чем у *S. sedoides*, и достигает 20 (№ 5), то растения *A. tatarica* имеют больший потенциал при использовании для фитоэкстракции. Несмотря на небольшое содержание железа в почве, его количество в растениях достигало 3112 мг/кг сухой массы у *S. sedoides* (BF = 119) и 2526 мг/кг сухой массы у *A. tatarica* (BF = 52), что, вероятно, связано с эффективным восстановлением неорганического Fe(III) до более растворимого Fe(II), который поглощается транспортерами, принадлежащими к ZIP-семейству (ZRT/IRT-подобные белки) [Seregin, Kozhevnikova, 2021]. В целом, оба изученных вида способны накапливать больше железа, чем многие изученные двудольные растения (до 1317,5 мг/кг сухой массы целого растения) [Ancuseanu et al., 2015].

Содержание цинка в растениях с загрязненных участков (№ 5 и 7) достигало 820 и 284 мг/кг у *S. sedoides* и 945 и 180 мг/кг у *A. tatarica* (см. рис. 5). Интересно, что концентрация подвижной формы цинка в почве данных участков различалась всего в 2 раза, а содержание Zn в растениях с этих участков – в 3 раза у *S. sedoides* и в 5 раз у *A. tatarica*

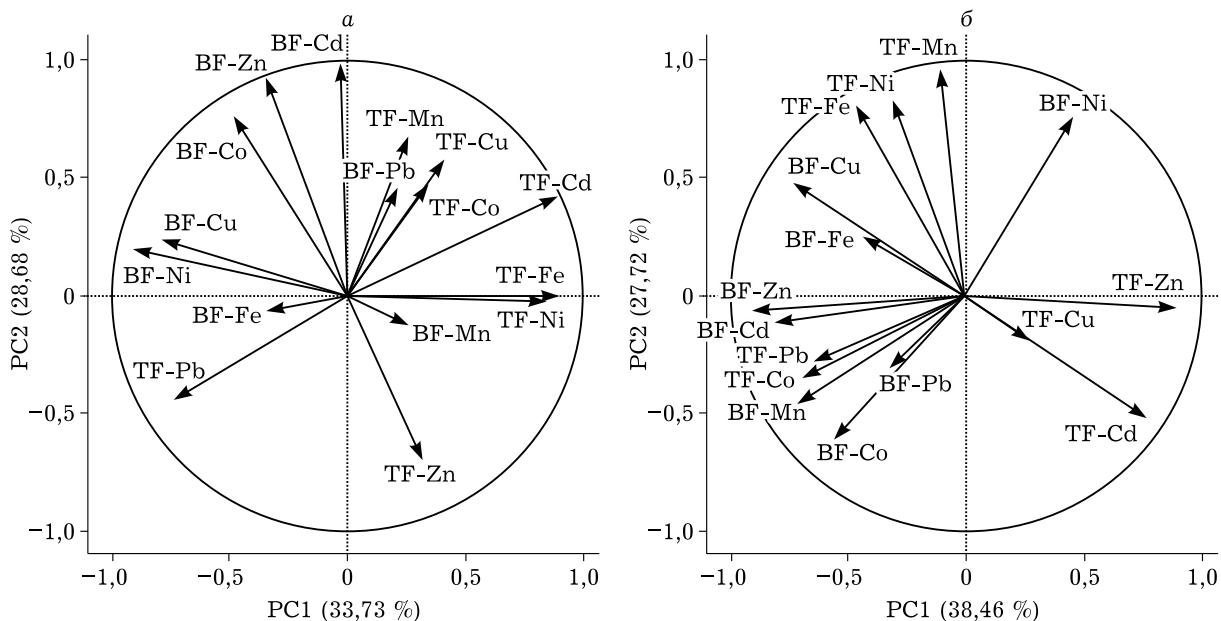


Рис. 6. Анализ множественных корреляций значений фактора биоаккумуляции (BF) и фактора транслокации (TF) у растений *Sedobassia sedoides* (а) и *Atriplex tatarica* (б), произрастающих на почвах с разным уровнем содержания тяжелых металлов

(см. рис. 3, 5). Возможно, это связано с большим содержанием Fe и Cu в почве участка № 7, ионы которых могут конкурировать с Zn за переносчики, например, IRT1 и ZIP4 [Seregin, Kozhevnikova, 2021]. При этом для обоих видов характерна значительная транслокация цинка из корней в побеги (TF 1,4–5,2 у *A. tatarica* и TF 1,6–2,8 у *S. sedoides*) (см. рис. 5, табл. 2).

Содержание кадмия в растениях *S. sedoides* в 3,0–7,6 раза превышало токсические концентрации (3,0 мг/кг [Ильин, 1991]) и в побегах достигало 20 мг/кг сухой массы. У *A. tatarica* наибольшее содержание кадмия в побегах было 10,2 мг/кг сухой массы (см. рис. 5). Интересно, что наибольшее накопление Cd у обоих видов оказалось не на загрязненных участках (с превышением ПДК), а на участке № 6, который характеризовался низким содержанием кадмия в почве (см. рис. 3, 4). Показано, что ионы Cd могут поглощаться корнями растений не только путем активного транспорта или диффузии, но также с помощью транспортеров/каналов кальция или калия в мембранах корневых клеток [Das et al., 1997; Clemens, 2006; Li et al., 2012]. Так, при сильном стрессе, вызванном кадмием, ассимиляция K⁺ нарушалась из-за неконтролируемого притока Cd через каналы K⁺ [Das et al., 1997]. Кроме того, снижение содержания кальция и калия при обработке кадмием наблюдалось у растений *A. halimus* и *A. pumilaria* [Nedjimi, 2018]. Более низкое содержание кадмия в побегах *A. tatarica*, вероятно, связано с отрицательной корреляцией TF(Cd) от BF(Cd) (-0,54, см. рис. 6). Устойчивость *S. sedoides* к токсическим концентрациям кадмия, который может вызывать окислительное повреждение, инициируя образование токсичных активных форм кислорода (АФК), может обеспечиваться высоким (в 20 раз больше, чем у *A. tatarica*) содержанием флавонOIDов, неферментативных антиоксидантов [Rakhmankulova et al., 2015].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследованные виды растений *A. tatarica* и *S. sedoides* способны накапливать медь, марганец и железо в токсических концентрациях. Основные различия между изученными видами галофитов выявлены в характере ак-

кумуляции никеля и кадмия. Для вида *A. tatarica* характерны высокие значения BF(Ni) и TF(Ni), а также положительная зависимость степени транслокации от скорости биоаккумуляции никеля (см. рис. 6), что позволяет рассматривать данный вид как перспективный для фиторемедиации/фитостабилизации почвы при разных уровнях Ni. У вида *S. sedoides* оказалась выше эффективность накопления и транслокации кадмия, а также устойчивость к высоким/токсическим концентрациям кадмия в побегах, что делает данный вид перспективным для фиторемедиации/фитоэкстракции почвы. Данные различия могут быть связаны с характером накопления ионов натрия, калия и кальция у *A. tatarica* и *S. sedoides*.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 122042700044-6).

Соблюдение этических стандартов

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Ю. В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л., 1987. 365 с.
Гигиенические нормативы. М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2006. 15 с.
Ильин В. Б. Тяжелые металлы в системе "почва–растение". Новосибирск: Наука, 1991. 151 с.
Ильин В. Б., Сысо А. И. Микроэлементы и тяжелые металлы в почвах и растениях Новосибирской области. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. 229 с.
Опекунова М. Г., Опекунов А. Ю., Сомов В. В., Папян Э. Э. Использование биоиндикационных свойств растительности при оценке трансформации ландшафтов в районе разработки Сибайского медно-колчеданного месторождения (Южный Урал) // Сиб. экол. журн. 2017. Т. 24, № 3. С. 350–366. [Opekunova M. G., Opukunov A. Yu., Somov V. V., Paryan E. E. Phytoindication properties of the vegetation in landscape transformation studies on Sibay chalcopyrite deposits (Southern Urals) // Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 10, N 3. C. 301–314.]
Рахманкулова З. Ф., Шуйская Е. В., Щербаков А. В., Федяев В. В., Биктимерова Г. Я., Хафизова Р. Р., Усманов И. Ю. Содержание пролина и флавонOIDов в побегах галофитов, произрастающих на территории Южного Урала // Физиология растений. 2015. Т. 62,

- № 1. С. 79–88. [Rakhmankulova Z. F., Shuyskaya E. V., Shcherbakov A. V., Fedyaev V. V., Biktimirova G. Ya, Khafisova R. R., Usmanov I. Yu. Content of proline and flavonoids in the shoots of halophytes inhabiting the South Urals // Russian Journal of Plant Physiology. 2015. Vol. 62. P. 71–79. <https://doi.org/10.1134/S1021443715010112>]
- Таипова О. А., Семенова И. Н. Экологотоксикологическая оценка качества картофеля, выращиваемого на территориях, сопредельных с отвалами карьеров // Соврем. пробл. науки и образования. 2012. № 1. http://www.science-education.ru/101_5399
- Хасанова Р. Ф., Суюндуков Я. Т., Биктимерова Г. Я., Суюндукова М. Б., Семенова И. Н., Ильбулова Г. Р. Санитарно-токсикологическая оценка субстратов отвалов и прилегающих почв месторождения “Юбилейное” // Соврем. пробл. науки и образования. 2016. № 6. С. 528.
- Шуйская Е. В., Рахманкулова З. Ф., Биктимерова Г. Я., Щербаков А. В., Федяев В. В., Суюндуков Я. Т., Усманов И. Ю. Экологотоксикологический анализ представителей сем. Chenopodiaceae на засоленных почвах Южного Урала // Раств. ресурсы. 2014. Т. 5, № 4. С. 614–626.
- Acosta J. A., Jansen B., Kalbitz K., Faz A., Martinez-Martinez S. Salinity increases mobility of heavy metals in soils // Chemosphere. 2011. Vol. 85. P. 1318–1324. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.07.046>
- Ancuceanu R., Dinu M., Hovanet M. V., Anghel A. I., Popescu C. V., Negreș S. A survey of plant iron content – a semi-systematic review // Nutrients. 2015. Vol. 7, N 12. P. 10320–10351. <https://doi.org/10.3390/nu7125535>
- Anjum N. A., Ahmad I., Valega M., Pacheco M., Figueira E., Duarte A. C., Pereira E. Impact of seasonal fluctuations on the sediment-mercury, its accumulation and partitioning in *Halimione portulacoides* and *Juncus maritimus* collected from Ria de Aveiro Coastal Lagoon (Portugal) // Water Air Soil Pollut. 2011. Vol. 22. P. 1–15. <https://doi.org/10.1007/s11270-011-0799-4>
- Baker A. J. M., Brooks R. R. Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements: a review of their distribution, ecology and phytochemistry // Bio-recovery. 1989. Vol. 1. P. 81–126.
- Baker A. J. M., Ernst W. H. O., van der Ent A., Malaisse F., Ginochio R. Metallophytes: the unique biological resource, its ecology and conservational status in Europe, central Africa and Latin America / Eds.: L. C. Batty, K. B. Hallberg // Ecology of industrial pollution. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. P. 7–40.
- Balnokin Yu. V. Ionnyi gomeostaz i soleustoichivost' rastenii. 70e Timiryazevskoe chtenie (Ion Homeostasis and Salt Tolerance of Plants, the 70th Timiryazev Lecture), Moscow: Nauka, 2012.
- Bert V., Meerts P., Saumitou-Laprade P., Salis P., Gruber W., Verbruggen N. Genetic basis of Cd tolerance and hyperaccumulation in *Arabidopsis thaliana* // Plant Soil. 2003. Vol. 249. P. 9–18. <https://doi.org/10.1023/A:1022580325301>
- Brooks R. R., Lee J., Reeves R. D., Jaffré T. Detection of nickeliferous rocks by analysis of herbarium specimens of indicator plants // J. Geochem. Explorat. 1977. Vol. 7. P. 49–57.
- Caparrós P. G., Ozturk M., Gul A., Batool T. S., Pirasteh-Anosheh H., Unal B. T., Toderich, K. N. Halophytes have potential as heavy metal phytoremediators: A comprehensive review // Environ. and Experim. Botany. 2022. Vol. 193. 104666. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104666>
- Christofilopoulos S., Syranidou E., Gkavrou G., Manousaki E., Kalogerakis N. The role of halophyte *Juncus acutus* L. in the remediation of mixed contamination in a hydroponic greenhouse experiment // J. Chem. Technol. Biotechnol. 2016. Vol. 91. P. 1665–1674. <http://dx.doi.org/10.1002/jctb.4939>
- Clemens S. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants // Biochimie. 2006. Vol. 88, N 11. P. 1707–1719. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2006.07.003>
- Corso M., de la Torre V. S. G. Biomolecular approaches to understanding metal tolerance and hyperaccumulation in plants // Metallomics. 2020. Vol. 2, N 6. P. 840–859. <https://doi.org/10.1039/d0mt00043d>
- Das P., Samantaray S., Rout G. R. Studies on cadmium toxicity in plants: A review // Environmental Pollut. 1997. Vol. 98. P. 29–36.
- Flowers T., Colmer T. Salinity tolerance in halophytes // New Phytol. 2008. Vol. 179. P. 945–963. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02531.x>
- Ghori N. H., Ghori T., Hayat M. Q., Imadi S. R., Gul A., Altay V., Ozturk M. Heavy metal stress and responses in plants // Int. J. Environ. Sci. Technol. 2019. Vol. 16. P. 1807–1828.
- Hatje V., Payne T. E., Hill D. M., McOrist G., Birch G. F., Szymczak R. Kinetics of trace element uptake and release by particles in estuarine waters: effects of pH, salinity, and particle loading // Environ. Int. 2003. Vol. 29. P. 619–629. [https://doi.org/10.1016/S0160-4120\(03\)00049-7](https://doi.org/10.1016/S0160-4120(03)00049-7)
- Kachout S. S., Mansoura A. B., Mechergui R., Leclerc J. C., Rejeb M. N., Ouerghi Z. Accumulation of Cu, Pb, Ni and Zn in the halophyte plant *Atriplex* grown on polluted soil // J. Sci. Food Agric. 2011. Vol. 92. P. 336–342. <https://doi.org/10.1002/jsfa.4581>
- Li L., Liu X., Peijnenburg W. J., Zhao J., Chen X., Yu J., Wu H. Pathways of cadmium fluxes in the root of the halophyte *Suaeda salsa* // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2012. Vol. 75. P. 1–7.
- Luett S., Lefevre I. How can we take advantage of halophyte properties to cope with heavy metal toxicity in salt-affected areas? // Ann. Bot. 2015. Vol. 115. P. 509–528. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu264>
- Macnair M. R., Bert V., Huitson S. B., Saumitou-Laprade P., Petit D. Zinc tolerance and hyperaccumulation are genetically independent characters // Proc. Biol. Sci. 1999. Vol. 266. P. 2175–2179. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0905>
- Manousaki E., Kalogerakis N. Halophytes present new opportunities in phytoremediation of heavy metals and saline soils // Ind. Eng. Chem. Res. 2011. Vol. 50. P. 656–660. <http://dx.doi.org/10.1021/ie100270x>
- Mendez M. O., Maier R. M. Phytoremediation of mine tailings in temperate and arid environments // Rev. Environ. Sci. Biotech. 2008. Vol. 7. P. 47–59. <https://doi.org/10.1007/s11157-007-9125-4>
- Nedjimi B. Heavy metal tolerance in two Algerian saltbushes: A review on plant responses to cadmium and role of calcium in its mitigation // Plant nutrients and abiotic stress tolerance. 2018. P. 205–220.
- Rakhmankulova Z. F., Shuyskaya E. V., Shcherbakov A. V., Fedyaev V. V., Biktimirova G. Ya, Khafisova R. R., Usmanov I. Yu. Content of proline and flavonoids in the shoots of halophytes inhabiting the South Urals //

- Rus. J. Plant Physiol. 2015. Vol. 62. P. 71–79. <https://doi.org/10.1134/S1021443715010112>
- Reboreda R., Caçador I. Halophyte vegetation influences in salt marsh retention capacity for heavy metals // Environ. Pollut. 2007. Vol. 146. P. 147–154. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.05.035>
- Reeves R. D., Baker A. J., Jafré T., Erskine P. D., Echevarria G., van der Ent A. A global database for plants that hyperaccumulate metal and metalloid trace elements // New Phytol. 2018. Vol. 218. P. 407–411. <https://doi.org/10.1111/nph.14907>
- Santos D., Duarte B., Caçador I. Biochemical and photochemical feedbacks of acute Cd toxicity in *Juncus acutus* seedlings: the role of non-functional Cd chlorophylls // Estuarine Coastal Shelf Sci. 2015. Vol. 167. P. 228–239. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2015.10.005>
- Santos E. S., Abreu M. M., Peres S., Magalhaes M. C. F., Leitao S., Pereira A. S., Cerejeira M. J. Potential of *Tamarix africana* and other halophyte species for phytostabilisation of contaminated salt marsh soils // J. Soils Sed. 2017. Vol. 17. P. 1459–1473. <https://doi.org/10.1007/s11368-015-1333-x>
- Seregin I. V., Ivanov V. B. Physiological aspects of cadmium and lead toxic effects on higher plants // Russ. J. Plant Physiol. 2001. Vol. 48. P. 523–544. <https://doi.org/10.1023/A:1016719901147>
- Seregin I., Kozhevnikova A. D. Physiological role of nickel and its toxic effects on higher plants // Russ. J. Plant Physiol. 2006. Vol. 53. P. 257–277.
- Seregin I. V., Kozhevnikova A. D. Low-molecular-weight ligands in plants: role in metal homeostasis and hyperaccumulation // Photosynthesis Research. 2021. Vol. 150, N 1. P. 51–96. <https://doi.org/10.1007/s11120-020-00768-1>
- Sousa A. I., Caçador I., Lillebø A. I., Pardal M. A. Heavy metal accumulation in *Halimione portulacoides*: intra- and extra-cellular metal binding sites // Chemosphere. 2008. Vol. 70. P. 850–857. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.07.012>
- van der Ent A., Baker A. J. M., Reeves R. D., Pollard A. J., Schat H. Hyperaccumulators of metal and metalloid trace elements: facts and fiction // Plant Soil. 2013. Vol. 362. P. 319–334. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1287-3>
- van der Ent A., Vinya R., Erskine P. D., Malaisse F., Przybyłowicz W. J., Barnabas A. D., Harris H. H., Mesjasz-Przybyłowicz J. Elemental distribution and chemical speciation of copper and cobalt in three metallophytes from the copper-cobalt belt in Northern Zambia // Metallomics. 2020. Vol. 12, N 5. P. 682–701. <https://doi.org/10.1039/c9mt00263d>
- Vromman D., Lefevre I., Slejkovec Z., Martinez J. P., Vanhecke N., Briceno M., Kumar M., Lutts S. Salinity influences arsenic resistance in the xerohalophyte *Atriplex atacamensis* // Phil. Environ. Exp. Bot. 2016. Vol. 126. P. 32–43. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.01.004>

Specificity of heavy metals accumulation in two annual halophytes (Amaranthaceae) with different mechanisms of salt accumulation under natural conditions

E. V. SHUYSKAYA¹, R. F. KHASANOVA^{2, 3}, Z. F. RAKHMANKULOVA¹, M. YU. PROKOFIEVA¹,
L. T. SAIDOVA¹, Ya. T. SUYUNDUKOV³

¹*Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences
35, Botanicheskaya st., Moscow, 127276, Russia
E-mail: maria.vdovitchenko@gmail.com*

²*Ufa Scientific Center, Russian Academy of Science, Experimental Station
“Ufimskaya” 1, Topolinaya st., Chernolesovskiy, Bashkortostan Republic, 450535, Russia*

³*Ufa University of Science and Technology
21, Belova st., Sibay Department, Sibay, Bashkortostan Republic, 453830, Russia*

The accumulation features of heavy metals (Cu, Zn, Fe, Ni, Mn, Cd, Co, Pb) were studied in two annual halophytes, *Sedobassia sedoides* and *Atriplex tatarica*, growing naturally in contaminated soils (exceeding MAC values for Zn, Cd, Ni, Cu). The ability to accumulate heavy metals from the soil, evaluated as the ratio of metal concentration in the root to soil metal concentration (BF), was high and similar for both species, except for Ni and Cd. High values of BF and TF of Ni (ability to translocate the metal from the root to the shoot), as well as the positive correlation of translocation degree with the rate of Ni bioaccumulation in *A. tatarica*, make this species promising for soil phytostabilization. *S. sedoides* showed higher efficiency in the accumulation and translocation of Cd, as well as resistance to high/toxic concentrations of Cd in shoots, which makes this species promising for phytoremediation of Cd from soil. Both investigated plant species demonstrated the ability to accumulate Cu, Mn, and Fe in toxic concentrations.

Key words: *Atriplex tatarica*, *Sedobassia sedoides*, halophytes, heavy metals, contaminated soils, nickel, cadmium.